



FACOLTÀ DI SCIENZE MATEMATICHE FISICHE E NATURALI

TESI DI LAUREA MAGISTRALE IN BIOLOGIA MARINA

ANALISI DELLA CAPACITÀ DI COMPENSAZIONE DELL'ALGA INVASIVA
CAULERPA CYLINDRACEA A DIVERSE INTENSITÀ DI PASCOLO

Candidato
Francesco Malquori

Relatore
Fabio Bulleri

Anno Accademico 2013/2014

Ad Aldo

INDICE

1. INTRODUZIONE.....	4
1.1. Il problema delle invasioni biologiche.....	4
1.2. Il ruolo dei traffici marittimi nelle invasioni biologiche.....	6
1.3. Biotic Resistance ed Enemy Release Hypothesis	6
1.4. Interazioni positive (facilitazione) nelle comunità naturali ed il loro ruolo nel contesto delle invasioni biologiche	9
1.5. Capacità di compensazione.....	12
1.6. L'invasione di <i>Caulerpa cylindracea</i> in Mediterraneo.....	13
1.6.1. Tassonomia.....	13
1.6.2. Descrizione morfologica.....	14
1.6.3. Distribuzione e diffusione	14
1.6.4. Riproduzione e ciclo vitale	16
1.6.5. Difese naturali.....	16
1.7. Scopo della tesi	17
2. MATERIALI E METODI.....	18
2.1. Sito di studio	18
2.2. Disegno sperimentale.....	18
2.3. Analisi statistica	20
3. RISULTATI.....	22
4. DISCUSSIONE.....	25
RINGRAZIAMENTI	29
BIBLIOGRAFIA	30

1. INTRODUZIONE

1.1. IL PROBLEMA DELLE INVASIONI BIOLOGICHE

Le invasioni biologiche rappresentano una delle minacce più serie per la biodiversità del pianeta e per il funzionamento ed il mantenimento degli ecosistemi (Wilcove *et al.*, 1998; Tamburello *et al.*, 2013). Secondo Wilson (1992), in termini di alterazioni della biodiversità ad opera dell'uomo, la diffusione di specie esotiche è seconda soltanto alla perdita ed alla frammentazione degli habitat.

Oltre a rappresentare un potenziale pericolo in termini di alterazione della biodiversità, questi fenomeni potrebbero causare anche notevoli perdite economiche. A causa di ciò, vi è un crescente interesse nel predire dove e quando le invasioni biologiche potrebbero verificarsi (Stachowicz *et al.*, 2002). Pertanto, diviene di fondamentale importanza per gli ecologi la comprensione dei meccanismi che regolano l'insediamento e la diffusione delle specie esotiche (Mack *et al.*, 2000). Non necessariamente si tratta di un fenomeno inevitabile: le invasioni biologiche, infatti, costituiscono solo una conseguenza - o meglio, l'esito meno probabile - di un processo a più stadi, che inizia quando gli organismi sono trasportati dai loro areali originari verso nuove zone (Mack *et al.*, 2000). Anche se vi è una certa confusione riguardo alla terminologia utilizzata nel campo delle invasioni biologiche (Richardson *et al.*, 2000), vi è un sostanziale consenso generale circa le fasi che descrivono il processo di invasione:

- 1) **Introduzione** (dispersione di propaguli in un sito oltre la loro iniziale area geografica)
- 2) **Insediamento** (formazione di una popolazione vitale che possa persistere senza ulteriore input di nuovi propaguli)
- 3) **Diffusione** (accrescimento e dispersione delle popolazioni nei nuovi territori)
- 4) **Impatto** (effetti a breve e lungo termine sulle specie native e l'ambiente)

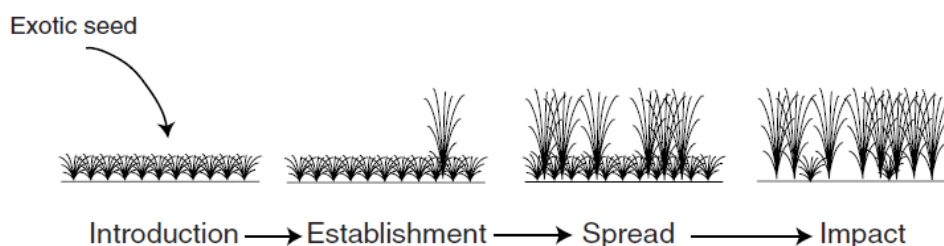


Fig. 1. Fasi evolutive del processo di invasione (da Levine *et al.*, 2004 modificata).

Diverse ricerche (Nichols *et al.*, 1990; Vitousek, 1990; D'Antonio & Vitousek, 1992) mostrano chiaramente come le invasioni biologiche di specie esotiche possano alterare la struttura delle comunità native delle aree invase. Vitousek (1990) indica tre vie principali attraverso le quali le specie invasive possono alterare gli ecosistemi:

- 1) introducendo una diversa efficienza nell'uso e/o nell'approvvigionamento di risorse rispetto alle specie native
- 2) trasformando le catene trofiche (tramite, ad esempio, rimozione o aggiunta di un superpredatore)
- 3) mutando il regime di disturbo (tipo, frequenza e/o intensità)

Alcuni autori (Parker *et al.*, 1999; Ruiz *et al.*, 1999) hanno tentato di quantificare l'impatto e gli effetti di specie introdotte sulle popolazioni, le comunità residenti e le loro interazioni con l'ecosistema.

Le specie invasive mostrano spesso caratteristiche che conferiscono loro vantaggi all'interno dei nuovi habitat. Varie ricerche sulle invasioni biologiche (Brown, 1989; Ehrlich, 1989; Collado-Vides, 2001) pongono l'accento su alcune di queste caratteristiche che potrebbero permettere di prevedere il successo di una specie introdotta. Questi autori suggeriscono alcune principali generalizzazioni che definiscono il potenziale successo di specie invasive:

- Ampia distribuzione e relativa abbondanza nei luoghi di origine
- Capacità di sopravvivere entro un'ampia gamma di tipologie di habitat e utilizzo di fonti di cibo differenziate
- Occupazione di nicchie "vacanti" nel nuovo ambiente
- Stretti rapporti con gli esseri umani che ne favoriscono la diffusione a distanza
- Elevato tasso riproduttivo
- Ridotti tempi di generazione
- Riproduzione vegetativa o clonale
- Rapida espansione
- Resistenza al pascolo degli erbivori e agli stress ambientali e/o antropici
- Elevata variabilità genetica
- Elevata plasticità fenotipica

1.2. IL RUOLO DEI TRAFFICI MARITTIMI NELLE INVASIONI BIOLOGICHE

Molti fattori influenzano il tasso di introduzione di specie esotiche in una nuova regione: l'importazione volontaria o accidentale tramite il commercio, la caccia, la coltivazione, il turismo. Inoltre, ciascun nuovo sviluppo nel campo dei mezzi di trasporto crea nuove possibilità per le specie aliene di diffondersi in nuove aree geografiche (Wilcove *et al.*, 1998) e un incremento del commercio tenderà ad aumentare, inevitabilmente, il numero di introduzioni sia volontarie che accidentali (Keane & Crawley, 2002).

In ambiente marino, l'introduzione di specie esotiche, ad opera dell'uomo, ha subito un sostanziale incremento alla fine del ventesimo secolo nelle regioni costiere di tutto il mondo (Carlton & Geller, 1993; Buttermore *et al.*, 1994). Ciò è dovuto, in larga parte, all'aumento dei trasporti e al rilascio delle specie tramite le acque e i sedimenti di zavorra (Carlton & Geller, 1993). A tal proposito, alcuni autori (Carlton & Geller, 1993; Carlton *et al.*, 1995) hanno condotto studi approfonditi per esaminare il ruolo della navigazione nell'introduzione di organismi acquatici non autoctoni tramite le acque di zavorra. È stato stimato, per esempio, che ogni giorno più di 3000 specie sono in movimento in tutto il mondo nelle acque di zavorra delle navi oceaniche (Carlton & Geller, 1993). Questo permette, dunque, a decine di migliaia di specie di batteri, virus, protisti, vegetali e animali marini di essere trasportati tra i mari e gli oceani di tutto il mondo, oltrepassando le naturali barriere spaziali e temporali (Carlton, 1996). Di conseguenza, taxa che si sono evoluti indipendentemente l'uno dall'altro nel corso dell'evoluzione, entrano in contatto in un arco di tempo estremamente ridotto (D'Antonio & Vitousek, 1992).

1.3. BIOTIC RESISTANCE ED ENEMY RELEASE HYPOTHESIS

Ciascuno stadio del processo di invasione di una specie esotica rappresenta un filtro ecologico attraverso il quale le specie introdotte devono necessariamente passare e stabilire nuove interazioni biotiche con le comunità locali. Il punto centrale è: in che modo queste interazioni determinano il successo demografico di una specie introdotta (Mitchell *et al.*, 2006)?

Il successo con cui i nuovi arrivati diventano membri stabili delle comunità, definisce l'"invasibilità" di un sistema (Levine & D'Antonio, 1999). Questo successo si realizza se l'impatto dell'invasione è tale da superare la "resistenza" del sistema invaso. Le comunità biologiche ben strutturate e con un alto tasso di biodiversità sono meno sensibili agli effetti di una invasione, rispetto a quelle più povere e meno diversificate. Questo concetto è comunemente definito in campo ecologico come "**Biotic Resistance Hypothesis**" (BRH) (Elton, 1958; Levine & D'Antonio, 1999). Il declino della biodiversità facilita, quindi, le invasioni, accelerando l'impoverimento degli

ecosistemi e l'omogeneizzazione delle comunità (Carlton & Geller, 1993; Stachowicz *et al.*, 1999). In questo contesto diventa fondamentale, perciò, la conservazione della biodiversità negli ecosistemi naturali. Numerosi sforzi nella ricerca sono stati dedicati, a questo proposito, alla individuazione delle caratteristiche delle comunità native che risultano più esposte agli effetti di una invasione (Levine & D'Antonio, 1999) e delle modalità, attraverso le quali, le stesse comunità possano ostacolare il successo degli invasori (Seabloom *et al.*, 2003; Tamburello *et al.*, 2013).

Le comunità possono resistere all'invasione attraverso una moltitudine di processi biotici, tra cui la predazione, la competizione, il pascolo, le malattie. Inoltre, anche i fattori abiotici, come ad esempio alti valori di temperatura o salinità, possono rendere un ecosistema difficile da colonizzare. Nonostante molti meccanismi possano essere alla base di questo fenomeno, la maggior parte degli ecologi si concentra sui processi competitivi come causa primaria di resistenza (Levine *et al.*, 2004).

Sebbene sia stata esaminata in una vasta gamma di studi ecologici, la Biotic Resistance Hypothesis occupa un ampio spazio nella letteratura che riguarda le comunità vegetali terrestri, dove la competizione tra piante residenti è comunemente considerata come uno dei fattori principali che regolano il successo dell'invasione (Seabloom *et al.*, 2003; Mitchell *et al.*, 2006). Le comunità residenti maggiormente diversificate sarebbero, dunque, in grado di contenere le specie invasive attraverso un migliore e più efficiente utilizzo delle risorse trofiche e dello spazio, rendendo più difficile il loro insediamento (Stachowicz *et al.*, 1999; Fargione & Tilman, 2005).

L'importanza della competizione è enfatizzata anche in un'altra teoria classica nel campo delle invasioni ecologiche: la “**Enemy Release Hypothesis**” (ERH) (Maron & Vilà, 2001; Keane & Crawley, 2002). Secondo questa teoria, il successo delle piante esotiche è principalmente dovuto alla mancanza di erbivori specializzati ed agenti patogeni nella regione di introduzione. Il pascolo e le malattie, in particolare quelle dovute a organismi coevolutisi con le specie esotiche, dovrebbero, pertanto, avere un'influenza relativamente minore sulla fitness delle specie invasive nei loro nuovi areali (Levine *et al.*, 2004), così che queste, non più sottoposte ad un controllo da parte degli erbivori specialisti, riescono a crescere ed espandersi in loro assenza (Keane & Crawley, 2002). Questa ipotesi è basata su tre punti logici:

- 1) I nemici naturali sono importanti regolatori delle popolazioni vegetali
- 2) I nemici hanno un maggiore impatto sulle specie native che sulle specie esotiche
- 3) Le piante sono in grado di trarre vantaggio da una minor pressione di pascolo con un conseguente aumento della crescita della popolazione (Keane & Crawley, 2002)

Nei loro territori di origine, le specie vegetali esotiche, oltre a subire la pressione del pascolo degli erbivori specialisti e generalisti e delle malattie dei parassiti patogeni (batteri, virus, funghi ecc.), si trovano in competizione per le risorse con le altre specie vegetali facenti parte della stessa comunità, a loro volta controllate da erbivori specialisti e generalisti e parassiti. La forza relativa di ogni interazione varierà a seconda delle specie e del tipo comunità, stabilendo effetti indiretti complessi sulla ricchezza e l'abbondanza delle specie in esame. Una volta stabilitesi in una nuova regione, la pressione sulle specie introdotte sarà esercitata solamente dai nemici generalisti e dalla competizione per le risorse con le specie native. In assenza di erbivori specialisti, le specie invasive possono quindi traslocare le risorse inizialmente destinate alla difesa, verso la crescita e la riproduzione, come proposto dalla “**Evolution of Increased Competitive Ability Hypothesis**” (EICAH) (Blossey & Nötzold, 1995). In questo modo, svincolandosi dal pascolo degli specialisti, le specie introdotte potranno trarre vantaggi nella competizione per le risorse con le specie locali (Maron *et al.*, 2004). Tutto ciò evidenzia l'importanza del ruolo della competizione interspecifica come fattore limitante nel successo dell'insediamento di una specie esotica (Keane & Crawley, 2002).

Sebbene la teoria della Enemy Release Hypothesis sia comunemente accettata in campo scientifico, alcuni studi sperimentali (Parker & Hay, 2005; Morrison & Hay, 2011) hanno mostrato risultati contrastanti. Colautti *et al.* (2004) sottolineano come l'ERH sia solo una delle tante ipotesi che possono spiegare l'abbondanza e/o l'impatto di un determinato invasore. Numerosi altri fattori, che non sono sotto il diretto controllo dello sperimentatore (EICAH, variabili climatiche, selezione di genotipi “invasivi”, disturbo antropico, ecc.), possono essere coinvolti, infatti, nel processo di invasione, rendendo difficile la comprensione dei meccanismi che regolano tali fenomeni. In esperimenti in cui potrebbero essere implicati molteplici fattori, si dovrebbe cercare di identificare la loro importanza relativa. Anche se questo può sembrare un compito arduo, non si può sopravvalutare l'importanza di un approccio più critico all'ERH. Tale approccio servirà ad espandere la comprensione dei processi più complessi che probabilmente sono coinvolti nelle invasioni biologiche (Colautti *et al.*, 2004).

Riassumendo: l'Enemy Release Hypothesis e la Biotic Resistance Hypothesis sono due teorie di rilievo, non mutuamente esclusive, che tentano di interpretare come le interazioni tra gli erbivori e i vegetali possano esacerbare o ritardare l'insediamento e la diffusione delle specie introdotte (Maron & Vilà, 2001; Morrison & Hay, 2011). Oltre a generare previsioni riguardanti il successo (ERH) o il fallimento (BRH) di una invasione, queste due ipotesi suggeriscono, inoltre, che il

pascolo degli erbivori possa svolgere un ruolo importante sull'insediamento di specie vegetali esotiche (Maron & Vilà, 2001).

1.4. INTERAZIONI POSITIVE (FACILITAZIONE) NELLE COMUNITÀ NATURALI ED IL LORO RUOLO NEL CONTESTO DELLE INVASIONI BIOLOGICHE

Nell'ultimo decennio di ricerche in campo ecologico, sono state dedicate ampie energie allo studio delle interazioni positive tra specie negli ambienti naturali. Questo grande impegno nella ricerca ha migliorato la comprensione delle regole che strutturano le comunità e, in una certa misura, del funzionamento degli ecosistemi, evidenziando il ruolo chiave svolto dalla facilitazione in vari ambienti (Bruno *et al.*, 2003; Bulleri, 2009). In certi casi, inoltre, i processi facilitativi possono avvenire tra specie native e introdotte, creando interazioni favorevoli per queste ultime e agevolando, quindi, il loro insediamento e diffusione nel nuovo ambiente (Bulleri & Benedetti-Cecchi, 2008; Tweedley *et al.*, 2008).

Secondo la “**Stress Gradient Hypothesis**” (SGH), formulata da Bertness e Callaway nel 1994, le interazioni positive sono particolarmente evidenti nelle comunità che si sviluppano in ambienti sottoposti a un elevato stress causato da fattori fisici e in quelle caratterizzate da un'alta pressione di pascolo e/o predazione da parte dei consumatori. In habitat intermedi, dove l'ambiente fisico è relativamente favorevole e la pressione dei consumatori è meno elevata, le interazioni positive saranno, probabilmente, più rare; di conseguenza, processi come la competizione per le risorse risulteranno le forze strutturanti dominanti (Fig. 2) (Bertness & Callaway, 1994). Un ambiente degradato, regolato principalmente da stress fisici o sottoposto ad un forte disturbo antropico, potrebbe essere colonizzato più facilmente da specie esotiche, che entreranno in minor competizione con le specie locali, aumentando la possibilità di instaurare interazioni positive.

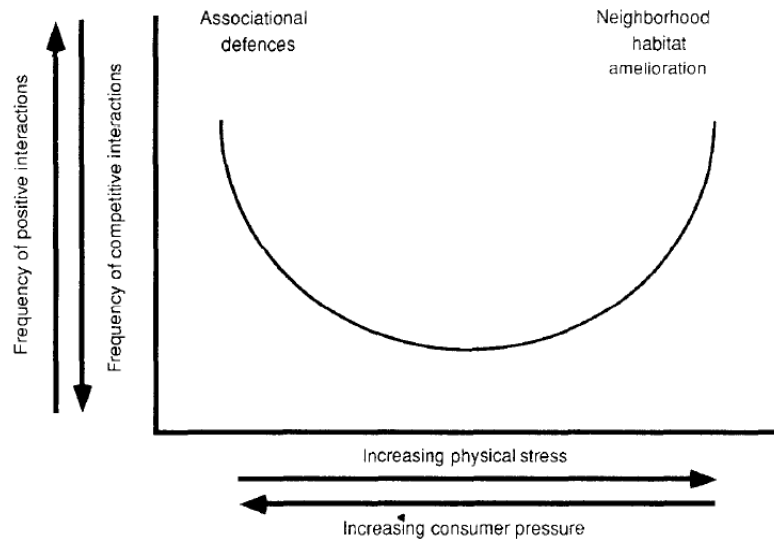


Fig. 2. Modello concettuale che spiega la Stress Gradient Hypothesis nelle comunità naturali. Le interazioni positive tendono ad essere rare in condizioni fisiche intermedie e quando è presente una bassa pressione da parte dei consumatori. Tuttavia, si ipotizza che il miglioramento degli stress ambientali e le associazioni difensive conducano, rispettivamente, ad instaurare interazioni positive sotto avverse condizioni fisiche e intensa pressione dei consumatori (da Bertness & Callaway, 1994).

Sebbene la letteratura in campo terrestre su questo argomento sia molto vasta (Brooker *et al.*, 2008), soprattutto per ciò che riguarda le interazioni tra piante, studi comparabili scarseggiano in ambiente marino (Bulleri, 2009).

Gli studi condotti finora in campo marino confermano quanto proposto dalla SGH: nell'ambiente intertidale, caratterizzato da condizioni ambientali sfavorevoli (calore, essiccamento, azione del moto ondoso, ecc.), il miglioramento delle condizioni fisiche si è rivelato essere il meccanismo di facilitazione più comune; al contrario, nel subtidale, dove lo stress fisico è inferiore, la facilitazione è spesso dovuta all'associazione tra specie a scopo di difesa da parte di predatori/erbivori (associational defense) (Fig. 3; Bulleri, 2009).

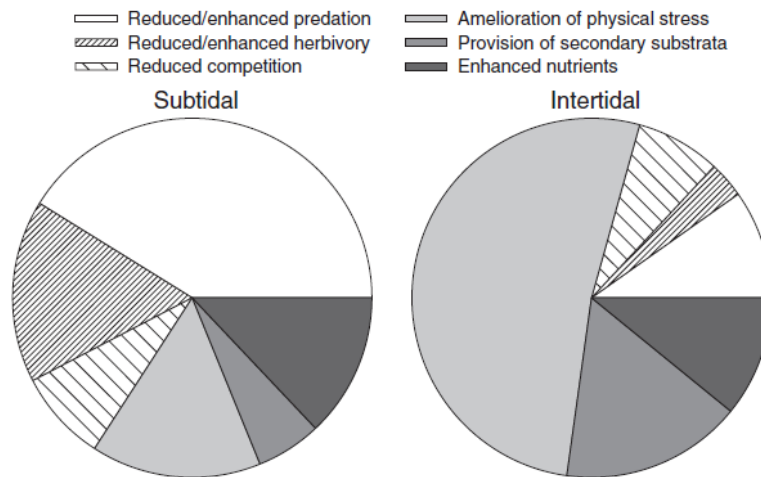


Fig. 3. Distribuzione dei diversi meccanismi facilitativi tra ambienti subtidali e intertidali, espressi come percentuale del numero totale di articoli trovati in letteratura per ciascun tipo di habitat. I toni chiari e grigi rappresentano, rispettivamente, processi o fattori biologici e fisici modificati dai facilitatori (da Bulleri, 2009).

La facilitazione è invocata nella teoria dell'**Invasional Meltdown** di Simberloff e Von Holle (1999) come un meccanismo per spiegare il successo delle invasioni. In generale, questa ipotesi si riferisce a fenomeni che riguardano solamente le interazioni tra specie invasive. Tuttavia, recenti evidenze sperimentali hanno mostrato facilitazione di specie esotiche anche da parte di specie native (Bulleri *et al.*, 2008). Ad esempio, la fanerogama marina, *Zostera marina*, è in grado di favorire l'insediamento su fondali sabbiosi dell'alga invasiva *Sargassum muticum*, trattenendone i frammenti trasportati dalle correnti (Tweedley *et al.*, 2008). Bulleri e Benedetti-Cecchi (2008) hanno dimostrato sperimentalmente che la diffusione dell'alga verde introdotta *Caulerpa cylindracea* (precedentemente nota come *C. racemosa* var. *cylindracea*), su scogliere rocciose poco profonde del subtidale, è favorita dalla presenza di feltri algali. La complessa superficie tridimensionale formata da queste associazioni può, infatti, favorire l'insediamento di *C. cylindracea*, fornendo un substrato adatto per l'ancoraggio degli stoloni di quest'alga. Questi esempi suggeriscono che la capacità di un invasore di stabilirsi all'interno di una comunità dipende dal trade-off tra effetti negativi (cioè competizione per le risorse) ed effetti positivi da parte delle specie locali (Bulleri *et al.*, 2008; Bulleri, 2009).

Dunque, è importante incorporare la facilitazione nelle teorie ecologiche che possono essere applicate alle invasioni biologiche. In questo modo, potremmo avanzare la comprensione di quei processi che stanno alla base della colonizzazione e della diffusione delle specie esotiche. In questo contesto, inoltre, è importante sottolineare che la ricchezza di specie, da sola, non rappresenterebbe una barriera contro l'invasione, poiché comunità caratterizzate da un maggior numero di specie potrebbero, da un lato, massimizzare la probabilità di includere specie che sono efficienti a sfruttare

le risorse, ma, dall'altro, aumentare anche la probabilità di generare facilitazione (Bruno *et al.*, 2003; Bulleri *et al.*, 2008).

1.5. CAPACITÀ DI COMPENSAZIONE

In che modo la facilitazione può favorire le invasioni biologiche? Abbiamo visto come le specie esotiche, una volta giunte nei loro nuovi habitat, stabiliscano nuove interazioni con le specie native, e come, talvolta, queste nuove interazioni possano favorire le specie introdotte, indipendentemente dal livello di ricchezza specifica della comunità invasa. In ambiente marino, un crescente numero di studi ha posto l'attenzione sulle interazioni positive tra erbivori locali e macrofite. Mentre le macrofite spesso svolgono il ruolo di benefattori nei rapporti di facilitazione, talvolta, possono trarre benefici dalla presenza di erbivori (Guidone *et al.*, 2012). Gli erbivori marini possono avere un impatto positivo sulle macrofite attraverso la stimolazione della sovracompensazione (Valentine *et al.*, 1997; Moran & Bjørndal, 2005; Cerda *et al.* 2009), la rimozione di competitori o epifiti (Kamermans *et al.*, 2002; Guidone *et al.*, 2010, 2012) e l'aggiunta di nutrienti tramite il rilascio di rifiuti azotati (Aquilino *et al.*, 2002; Guidone *et al.*, 2012). Le macrofite possono esibire una serie di risposte fisiologiche e morfologiche che conferiscono loro sia resistenza che tolleranza al pascolo (Lubchenco & Gaines, 1981). Le strategie di resistenza si basano su adattamenti nutritivi, chimici o strutturali che diminuiscono la qualità della pianta e la rendono meno facilmente utilizzabile da parte degli erbivori. In questo modo viene ridotta la preferenza e la performance degli erbivori (Fritz & Simms, 1992). La produzione di metaboliti tossici o deterrenti, ad esempio, è riconosciuta come una importante strategia di difesa contro i consumatori (Pohnert, 2004).

La tolleranza riflette la capacità di una pianta di ricrescere e riprodursi in seguito ai danni subiti dal pascolo degli erbivori. Un tipico carattere associato alla tolleranza è la compensazione. La capacità di compensazione rappresenta il grado di tolleranza di un vegetale al pascolo degli erbivori, misurato in termini di ricrescita e fitness. Alcuni meccanismi coinvolti nel processo di compensazione riguardano: (i) aumento dell'attività fotosintetica; (ii) utilizzo delle riserve immagazzinate; (iii) modificazioni fenologiche; (iv) riallocazione delle risorse (Strauss & Agrawal, 1999). La capacità di compensazione è considerata come uno dei principali meccanismi che favoriscono le specie vegetali invasive e che hanno portato al fallimento di alcuni programmi di controllo biologico (Callaway *et al.*, 2001; Müller-Schärer *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2012; Lu & Ding, 2012). La sovracompensazione, che comporta una maggiore fitness per le piante che subiscono il pascolo rispetto a quelle non danneggiate dagli erbivori (Strauss & Agrawal, 1999), può

incrementare l'abilità competitiva di una specie, amplificandone ulteriormente il carattere invasivo (Blossey & Nötzold, 1995). Questo fenomeno è ben studiato in campo terrestre e numerosi studi sperimentali lo testimoniano (Lu *et al.*, 2010, 2014; Li *et al.*, 2012; Lu & Ding, 2012); tuttavia, le ricerche su questo tema in ambiente marino rimangono scarse.

1.6. L'INVASIONE DI CAULERPA CYLINDRACEA IN MEDITERRANEO

Il Mar Mediterraneo ospita circa 600 specie introdotte, che rappresentano il 5% della flora e della fauna noti. Insieme alla Baia di San Francisco, al Mar Baltico e al Mar Nero può essere considerato come una delle regioni del mondo più colpite dalle invasioni di specie marine (Klein & Verlaque, 2008).

Caulerpa taxifolia è stata la prima alga invasiva ad aver attirato una vasta attenzione da parte del pubblico e delle autorità di alcuni paesi, che hanno tentato di mettere in atto alcune misure per limitarla. Tuttavia, un pari impegno non è mai stato profuso per cercare di arginare una seconda specie di *Caulerpa*, che ha invaso il Mediterraneo pochi anni dopo: *Caulerpa cylindracea*. In uno studio sperimentale di Piazzì e Ceccherelli (2002), in cui si mettevano a confronto le abilità competitive di queste due specie, è stato osservato come *C. cylindracea* risulti competitivamente superiore, nelle aree in cui queste due specie coesistono.

1.6.1. TASSONOMIA

Caulerpa cylindracea Sonder è una Chlorophyta appartenente alla famiglia Caulerpaceae, inclusa nell'ordine Bryopsidales. La classificazione tassonomica dei complessi di specie inclusi nel genere *Caulerpa* è, ad oggi, in evoluzione e sono stati descritti un elevato numero di taxa intraspecifici. Inizialmente, era stato ipotizzato che *C. cylindracea* fosse una specie migrante lessepsiana ma analisi morfologiche e bibliografiche (Verlaque *et al.*, 2000), successivamente confermate da dati molecolari (Durand *et al.*, 2002), hanno escluso questa teoria, suggerendo che sia avvenuto un processo di ibridazione tra *C. racemosa* var. *turbinata-uvifera* e un ceppo tropicale sconosciuto. Infine, la specie *Caulerpa cylindracea* Sonder (1845), endemica del sud-ovest dell'Australia, è stata riconosciuta come il taxon introdotto nel Mar Mediterraneo.

***Caulerpa cylindracea* Sonder 1845**

Sinonimi omotipici:

- *Ahnfeldtia cylindracea* (Sonder) Trevisan 1849
- *Chauvinia cylindracea* (Sonder) Kützinger 1849

- *Caulerpa racemosa* var. [*laetevirens*] f. *cylindracea* (Sonder) Weber-van Bosse 1898
- *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Sonder) Verlaque, Huisman & Boudouresque 2003

Sinonimi eterotipici:

- *Caulerpa cylindracea* var. *macra* Harvey 1858
- *Caulerpa complanata* J. Agardh 1873
- *Caulerpa racemosa* f. *complanata* (J. Agardh) Weber-van Bosse 1898
- *Caulerpa corynephora* f. *complanata* (J. Agardh) Svedelius 1906 (Guiry, 2014)

1.6.2. DESCRIZIONE MORFOLOGICA

Caulerpa cylindracea è composta da un tallo sifonale o cenocitico (costituito, cioè, da un'unica grande cellula plurinucleata) monoassiale, diviso in un asse strisciante (stolone) fissato al substrato grazie a brevi e sottili rizoidi e fronde erette alte fino a 11 cm (eccezionalmente possono arrivare fino a 19 cm). Le fronde, a loro volta, presentano ramificazioni vescicolari opposte, dette ramuli (Fig. 5). Escrescenze della parete cellulare, dette trabecole, che attraversano il lume citoplasmatico, garantiscono la consistenza dell'alga (Klein & Verlaque, 2008).

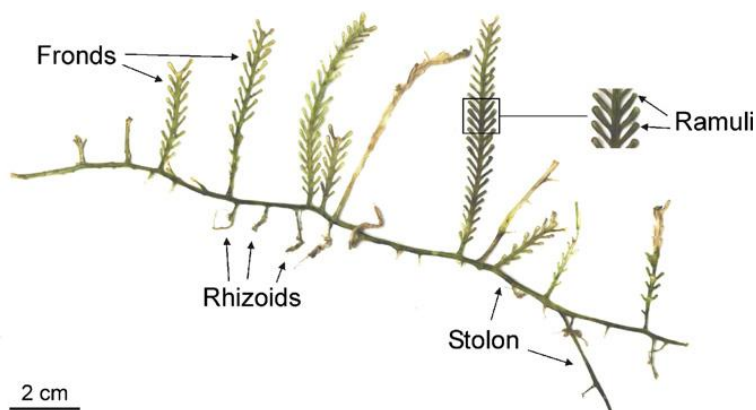


Fig. 5. Tallo dell'alga invasiva *Caulerpa cylindracea*, proveniente dal Golfo di Marsiglia (da Klein & Verlaque, 2008).

1.6.3. DISTRIBUZIONE E DIFFUSIONE

La causa dell'introduzione di *Caulerpa cylindracea* in Mediterraneo rimane ancora sconosciuta. I trasporti marittimi (mediante le acque di zavorra o gli scafi di navi o imbarcazioni da diporto) e gli acquari (le specie del genere *Caulerpa* sono molto apprezzate dagli acquariofili), potrebbero rappresentare possibili vettori (Klein & Verlaque, 2008). Questa specie è stata osservata

per la prima volta in Mediterraneo in Libia nel 1990 (Nizamuddin, 1991). Da lì, si è diffusa in tutto il bacino fino alle isole Canarie (Fig. 6) e, nella maggior parte delle aree invase, non è stata osservata alcuna diminuzione nei due decenni successivi.

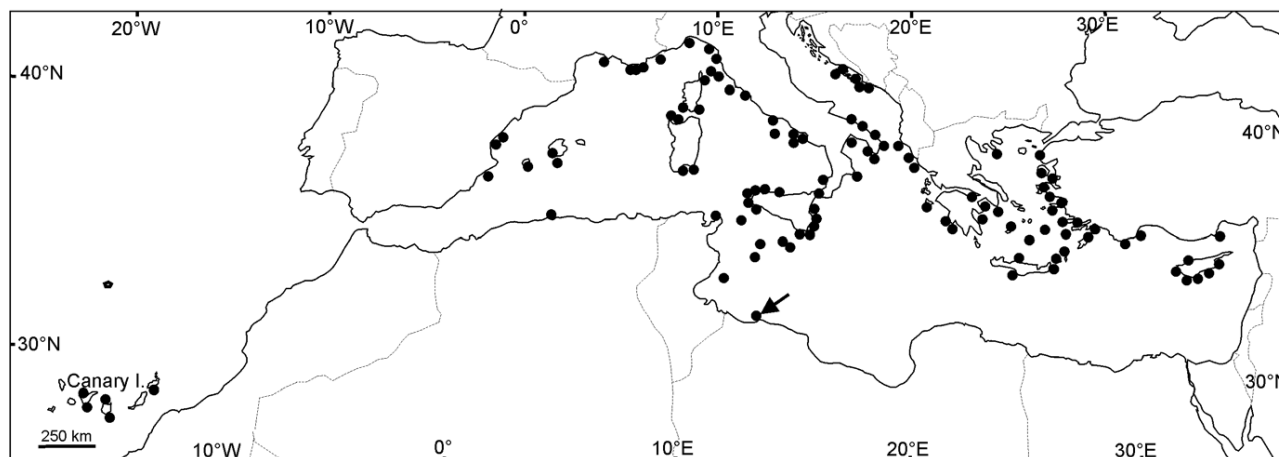


Fig. 6. Aree colonizzate da *C. cylindracea* nel Mar Mediterraneo e alle isole Canarie. La freccia indica la prima segnalazione avvenuta in Libia nel 1990 (da Klein & Verlaque, 2008).

In Mediterraneo, *C. cylindracea* prospera in un ampio spettro di condizioni ambientali, a differenza dagli areali nativi in Australia. Si trova su tutti i tipi di substrati duri e molli, in pozze di marea, su matte morte di *Posidonia oceanica*, fondali detritici e coralligeno a profondità che vanno da 0 a 70 m, con un'abbondanza più alta tra 0 e 30 m. La specie si trova sia in ambienti degradati che in zone relativamente incontaminate. La progressiva espansione di *C. cylindracea* in prossimità di porti e grandi centri urbani e industriali, non necessariamente dimostra un'affinità per le zone inquinate ma può essere un artefatto dovuto a meccanismi di dispersione secondaria dovuti al traffico navale e alle attività di pesca (Klein & Verlaque, 2008).

C. cylindracea forma densi popolamenti in habitat degradati costituiti da matte morte di *P. oceanica* o dominati da feltri algali e Corallinacee incrostanti (Bulleri *et al.*, 2009, 2010, 2011; Ceccherelli *et al.*, 2002; Ruitton *et al.*, 2005). Al contrario, fondali dominati da alghe a tallo eretto formanti “canopy” e praterie di *P. oceanica* intatte, sembrerebbero fornire una barriera contro l'invasione (Bulleri *et al.*, 2010, 2011; Ceccherelli *et al.*, 2000). Allo stesso modo, la crescita e la diffusione di *C. cylindracea* su feltri algali, risultano significativamente più veloci che in aree caratterizzate da “barren” (roccia nuda e alghe Corallinacee incrostanti) (Bulleri & Benedetti-Cecchi, 2008).

1.6.4. RIPRODUZIONE E CICLO VITALE

Come molte altre specie algali, *C. cylindracea* è in grado di riprodursi sia sessualmente che per via vegetativa. La riproduzione sessuale è olocarpica: l'intero citoplasma si trasforma in cellule riproduttive chiamate anisogameti, che vengono liberati insieme causando, allo stesso tempo, la morte dell'individuo (Klein & Verlaque, 2008).

La diffusione per via vegetativa può avvenire attraverso tre meccanismi: i) accrescimento stolonifero; ii) frammentazione del tallo; iii) formazione di propaguli (Klein & Verlaque, 2008). In particolare, le prime due strategie sembrano essere i meccanismi di diffusione più efficaci. La frammentazione può essere causata da vari tipi di disturbo (idrodinamismo, pascolo, attività umane) e i frammenti risultanti sono in grado di sopravvivere alla deriva per diversi giorni e insediarsi nuovamente, una volta trovato un substrato idoneo (Ceccherelli & Piazzzi, 2001). Nel Mar Mediterraneo, questa specie mostra forti fluttuazioni stagionali, alternando un periodo di crescita vegetativa tra giugno e novembre, ad una fase di regressione tra dicembre e maggio (Piazzzi & Cinelli, 1999) (Fig. 7).

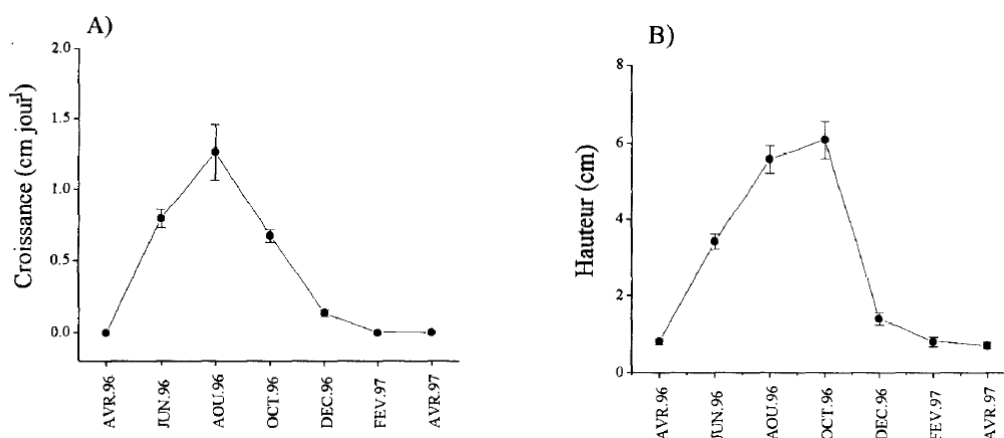


Fig. 7. Trend stagionale che mostra i valori medi di allungamento degli stoloni (cm/giorno) (A) e crescita delle fronde (cm) (B) di *C. cylindracea* tra aprile 1997 e aprile 1998 (da Piazzzi & Cinelli, 1999).

1.6.5. DIFESA NATURALI

Caulerpa cylindracea produce metaboliti secondari (caulerpina, caulerpenina, caulerpicina) che possono essere coinvolti nella difesa chimica contro gli erbivori e nella competizione con altre specie (Klein & Verlaque, 2008). Ad esempio, estratti di caulerpenina, applicati direttamente alle foglie della fanerogama *Cymodocea nodosa*, mostrano attività fitotossica e inducono alterazioni nel metabolismo fotosintetico (Raniello *et al.*, 2007). I contenuti di caulerpenina variano sia a livello

stagionale che tra le diverse parti del tallo. Nonostante i metaboliti secondari prodotti, molte specie di erbivori sono solite consumare *C. cylindracea*: i pesci *Boops boops* (Ruitton *et al.*, 2005, 2006), *Diplodus sargus* (Terlizzi *et al.*, 2011) e *Sarpa salpa* (Ruitton *et al.*, 2005, 2006; Bulleri *et al.*, 2009; Tomas *et al.*, 2011); i ricci di mare *Arbacia lixula* (Bulleri *et al.*, 2009), *Paracentrotus lividus* (Ruitton *et al.*, 2006; Bulleri *et al.*, 2009) e *Sphaerechinus granularis* (Ruitton *et al.*, 2006).

1.7. SCOPO DELLA TESI

L'obiettivo del presente studio è quello di valutare in che modo la crescita e la diffusione dell'alga verde invasiva *Caulerpa cylindracea* è influenzata da diverse intensità di pascolo da parte degli erbivori nativi. Infatti, nonostante questa specie sia consumata da molte specie di erbivori, la sua espansione nel Mar Mediterraneo, al momento, non sembra diminuire. Questo fenomeno potrebbe suggerire l'esistenza di un qualche tipo di risposta di difesa, in grado di far fronte ad una elevata pressione di pascolo. La nostra ipotesi è che potrebbe essere coinvolta una forma di tolleranza come la capacità di compensazione. A questo scopo, è stato condotto un esperimento sul campo dove sono state praticate manualmente riduzioni graduali della copertura di *C. cylindracea*, al fine di simulare varie intensità di pascolo. Inoltre, dato che gli erbivori possono favorire le macrofite attraverso il rilascio di rifiuti azotati (Aquilino *et al.*, 2002; Guidone *et al.*, 2012), ai vari trattamenti di rimozione sono stati inizialmente aggiunti nutrienti a rilascio lento, allo scopo di analizzare un possibile effetto sinergico tra questi due fattori sulla capacità di compensazione di *C. cylindracea*.

2. MATERIALI E METODI

2.1. SITO DI STUDIO

L'esperimento è stato condotto tra giugno e agosto 2014 presso la piattaforma rocciosa antistante la Terrazza Mascagni di Livorno, lungo la costa nord occidentale della Toscana ($43^{\circ}32'7.92''\text{N}$; $10^{\circ}17'51.89''\text{E}$), nel piano intertidale. Il sito confina a nord con il porto di Livorno e a sud con lo stabilimento balneare "Pancaldi Acquaviva" (Fig. 8).

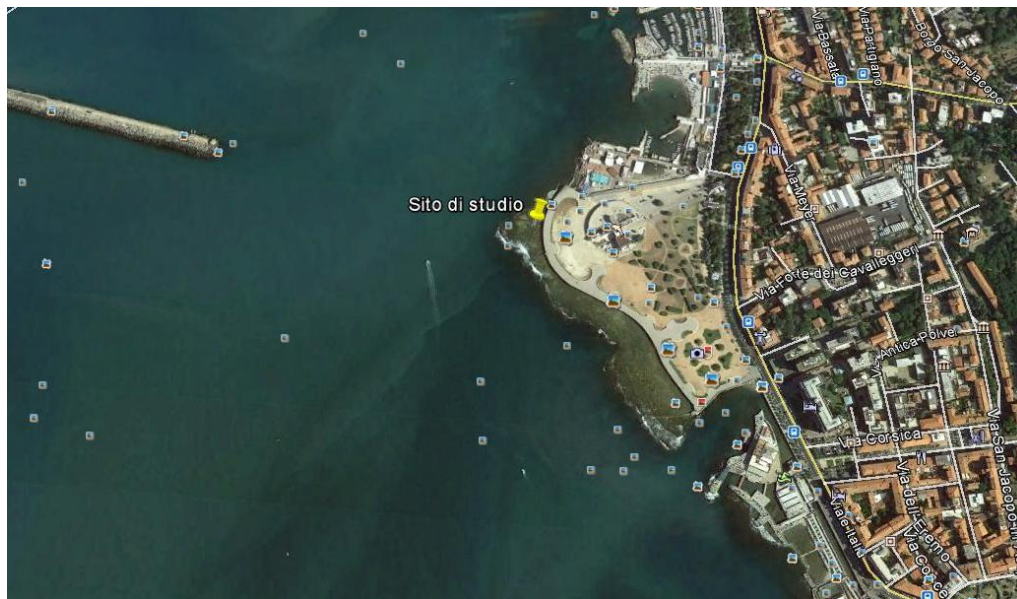


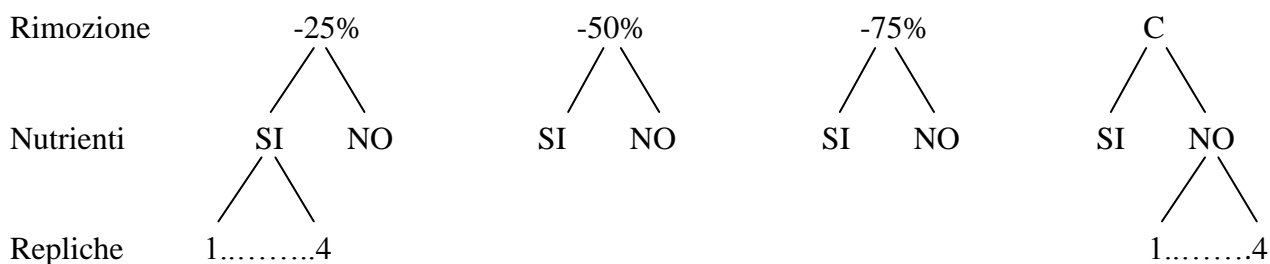
Fig. 8. Mappa del sito.

I popolamenti locali del substrato roccioso risultano dominati da comunità di feltri algali e corallinacee incrostanti. I feltri algali sono composti per lo più da forme filamentose, corallinacee articolate e alghe fogliose (*Padina pavonica*, *Taonia atomaria* e *Acetabularia acetabulum*). Oltre a *C. cylindracea*, è stata notata anche un'altra specie di alga introdotta: *Asparagopsis taxiformis*.

2.2. DISEGNO SPERIMENTALE

Nel mese di Giugno 2014, sono stati selezionati 32 quadrati di 15 x 15 cm aventi una copertura di *C. cylindracea* non inferiore al 30%. Ciascun quadrato, quindi, è stato marcato agli angoli con uno stucco epossidico subacqueo (Veneziani S Subcoat). Per simulare differenti intensità di pascolo, ogni quadrato è stato assegnato casualmente a uno dei quattro livelli di rimozione della copertura iniziale: i) -25%; ii) -50%; iii) -75%; iv) controllo. Inoltre, allo scopo di valutare quale fosse l'effetto di un input di nutrienti sull'accrescimento di *C. cylindracea*, in seguito ai trattamenti

di rimozione, alla metà dei quadrati di ciascun livello del fattore rimozione sono state applicate delle capsule di plastica (lunghezza 7 cm), contenenti nutrienti a rilascio lento (Osmocote); mentre, l'altra metà è stata lasciata priva di nutrienti. Il disegno sperimentale iniziale, dunque, prevedeva 2 fattori (intensità del pascolo e nutrienti) ortogonali tra loro e aventi, rispettivamente, 4 e 2 livelli con 4 repliche ciascuno. Riassumendo:



I trattamenti sperimentali sul campo sono stati eseguiti nei primi giorni del mese di luglio 2014, periodo dell'anno in cui gli stoloni di *C. cylindracea* crescono velocemente (Bulleri *et al.*, 2009). La copertura iniziale di *C. cylindracea* è stata calcolata visualmente mediante griglie di 15 x 15 cm, divise in 25 sottoquadrati. A ciascun sottoquadrato è stato assegnato un valore da 0 a 4 e la percentuale di copertura totale di ogni replica è stata ottenuta grazie alla somma dell'intero set di sottoquadrati (Dethier *et al.*, 1993). Il valore medio di copertura iniziale tra tutti e 32 i quadrati è risultato di 45.5% con un errore standard di ± 2.5 .

A seconda del livello di rimozione assegnato, la copertura iniziale di ciascun quadrato è stata ridotta del 25%, 50% o 75%, utilizzando delle piccole forbici in metallo (metodo usato generalmente per simulare il pascolo degli erbivori - Vergés *et al.*, 2008; Lu *et al.*, 2010); i quadrati di controllo sono stati lasciati inalterati. Subito dopo i trattamenti di rimozione, sono state registrate le nuove coperture, necessarie per stimare l'accrescimento di *C. cylindracea*.

In modo da evitare la propagazione vegetativa degli stoloni di *C. cylindracea* dall'esterno verso l'interno dei quadrati, il feltro algale è stato rimosso per un tratto di circa 20-25 cm lungo i bordi esterni di ciascun quadrato, mediante una spazzola di metallo. Per assicurare che l'isolamento fosse mantenuto per tutta la durata dell'esperimento, la rimozione degli stoloni che si accrescevano dall'esterno è stata ripetuta a intervalli settimanali.

Prima di includere i nutrienti nell'esperimento sul campo, si è svolta una fase iniziale di preparazione delle capsule in laboratorio. Per ogni quadrato assegnato ai nutrienti, sono state preparate 4 capsule per un totale di 64 capsule per 16 quadrati. Le capsule sono state forate con una punta di metallo rovente in modo da permettere il rilascio dei nutrienti una volta fissate queste al

substrato e, successivamente, sono state strofinate con della carta vetrata per rendere più liscia e omogenea la superficie esterna dopo la foratura. In seguito, ogni capsula è stata riempita con pellets di osmocote per circa 3/4 del suo volume. Infine, i nutrienti sono stati pesati con una bilancia elettronica e le capsule numerate da 1 a 64 lungo il lato inferiore del tappo.

Le capsule così preparate, sono state applicate ai margini dei quadrati nei primi giorni del mese di agosto 2014. Per il fissaggio alla roccia nuda (precedentemente liberata dal feltro algale, mediante un martello e uno scalpello), sono stati usati stucco epossidico e un filo di zinco, disposto in modo da avvolgere interamente la capsula. Purtroppo, a causa di atti vandalici, la maggior parte delle capsule è stata trovata distrutta circa 2 giorni dalla messa a mare. In seguito a tale atto vandalico, anche le rimanenti capsule sono state rimosse e non è stato possibile, quindi, includere questo trattamento nell'esperimento.

Il disegno sperimentale è stato così ridotto:



La copertura di *C. cylindracea* è stata campionata la prima volta alla fine del mese di agosto 2014, periodo in cui, solitamente, si registrano i picchi di abbondanza di questa specie (Bulleri *et al.*, 2009). Sempre nella stessa data, per ciascun quadrato sono state anche misurate, mediante un calibro, le lunghezze di 3 fronde scelte casualmente all'interno dei vari sottoquadrati.

Un secondo campionamento era previsto per la fine del mese di settembre 2014 ma, a causa di ulteriori atti vandalici (grattaggio dei popolamenti all'interno dei quadrati sperimentali), non è stato possibile realizzarlo. Oltre a rilevare la copertura percentuale di *C. cylindracea*, uno degli obiettivi delle fasi conclusive dell'esperimento sarebbe stato quello di asportare il feltro algale all'interno dei quadrati e misurarne la biomassa ed il peso secco. Dal confronto tra i valori di copertura e biomassa, infatti, si sarebbero potute trarre utili indicazioni riguardo alla strategie di allocazione delle risorse di *C. cylindracea* a diverse intensità di pascolo.

2.3. ANALISI STATISTICA

Le percentuali di accrescimento di *C. cylindracea* tra i vari trattamenti dall'inizio al termine dell'esperimento (campionamento del 29/08/2014), sono state standardizzate usando la formula:

$$\text{Copertura}_{\text{iniziale}} - \text{Copertura}_{\text{finale}} / \text{Copertura}_{\text{iniziale}}.$$

Le differenze nella copertura di *C. cylindracea* tra i vari trattamenti sono state valutate usando l'ANOVA ad un fattore (fisso con quattro livelli: -25%; -50%; -75%; controllo), per ciascuno dei seguenti gruppi di dati:

- 1) Copertura iniziale pre-trattamenti
- 2) Copertura finale
- 3) Percentuali di accrescimento rispetto ai valori di copertura iniziali
- 4) Lunghezza fronde

L'omogeneità delle varianze è stata stimata mediante il test di Cochran e, quando necessario, i dati sono stati trasformati. I dati sono stati analizzati anche quando l'omogeneità delle varianze non è stata rispettata mediante le trasformazioni, dal momento che l'ANOVA risulta robusto nei casi in cui ci siano molte repliche indipendenti e le dimensioni dei campioni siano uguali (Underwood, 1997). In ogni caso, i risultati sono stati interpretati con cautela, utilizzando un livello di significatività più conservativo ($\alpha = 0.01$).

3. RISULTATI

Le coperture medie iniziali di *C. cylindracea*, prima dei trattamenti, non differivano tra loro e l'ANOVA non ha rilevato differenze significative tra i vari livelli (Tab. 1).

Nonostante l'ANOVA non abbia rilevato differenze significative tra trattamenti nelle coperture finali (Tab. 1), appare evidente come l'effetto della rimozione abbia avuto riflessi positivi sull'accrescimento di *C. cylindracea*. La copertura di *C. cylindracea* nei quadrati sottoposti ai trattamenti di rimozione, è risultata decisamente più alta rispetto a quella registrata negli stessi quadrati, subito dopo aver eseguito i trattamenti all'inizio dell'esperimento (Fig. 9). La copertura media nei quadrati trattati si è attestata, al termine dell'esperimento, su valori attorno al 60%, con lievissime differenze tra i vari livelli. Al contrario, la percentuale di copertura media nei quadrati di controllo è rimasta sostanzialmente invariata, con una media iniziale del 41% (± 2.6) passata infine al 44% (± 9.1) (Fig. 9).

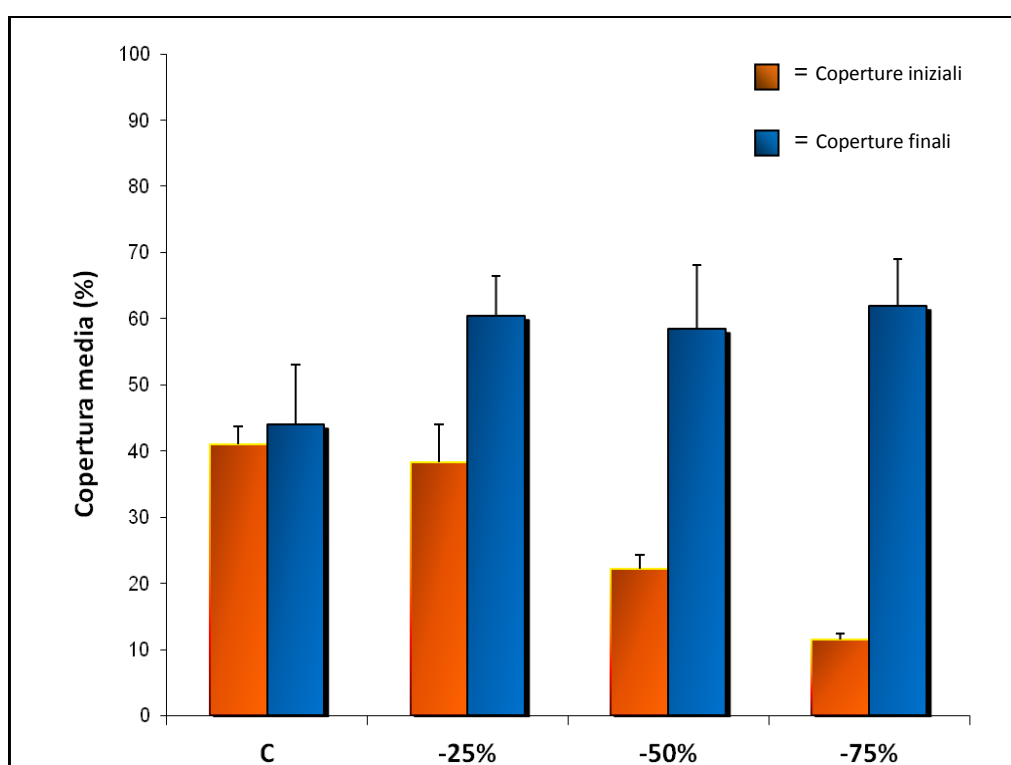


Fig. 9. Confronto tra percentuali di copertura iniziali e finali di *C. cylindracea* nei diversi trattamenti.

Mentre nei controlli la copertura non è aumentata molto rispetto ai valori iniziali ($+ 5.9\% \pm 23.2$), nei quadrati trattati, a seconda dell'intensità di rimozione, è corrisposto un aumento proporzionale nella crescita dell'alga (Fig. 10). Questo risultato ha quindi sottolineato una significativa differenza di accrescimento tra i vari trattamenti, come confermato dall'ANOVA (Tab. 1). Ad esempio, ad una rimozione del 25% è equivalsa una crescita media del $71.58\% (\pm 20.4)$, ma valori di accrescimento più considerevoli sono stati raggiunti nei quadrati sottoposti a rimozione del 50% e 75%, che hanno fatto registrare, rispettivamente, un aumento del $202.4\% (\pm 64.8)$ e del $461.7\% (\pm 85.53)$, con picchi massimi che hanno superato il 600%.

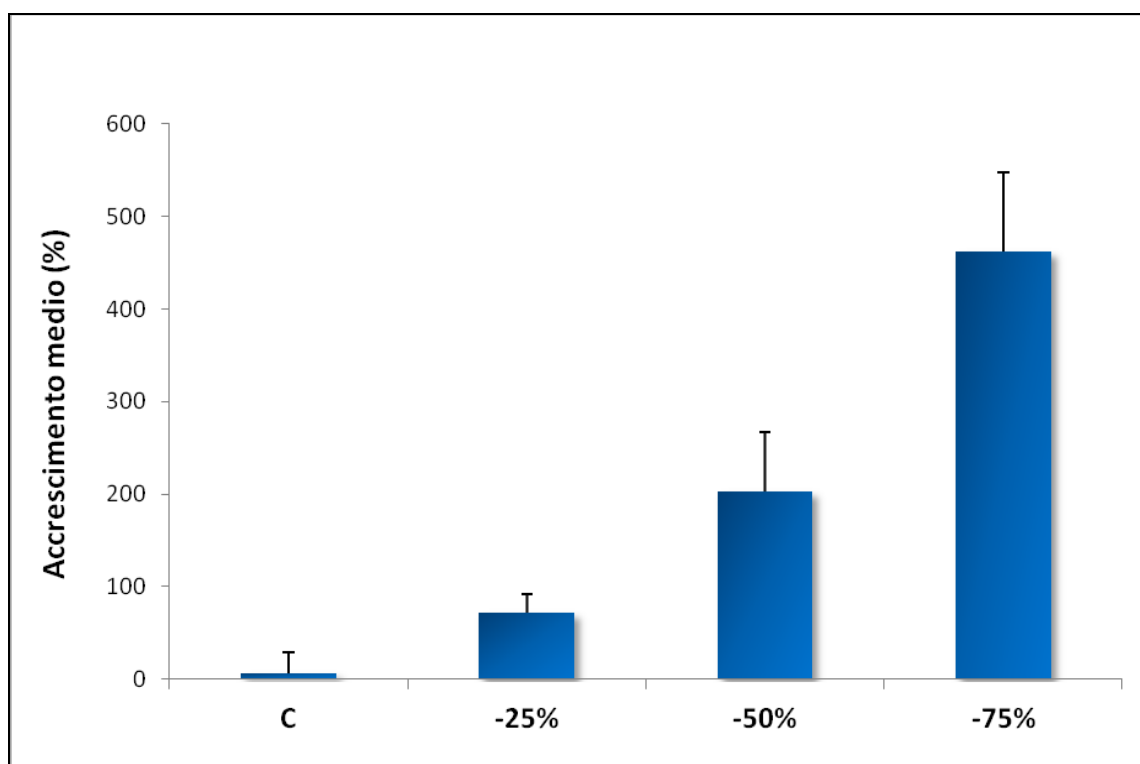


Fig. 10. Grafico che mostra come la crescita di *C. cylindracea* sia proporzionale alla pressione di pascolo subita.

Tali percentuali di accrescimento inoltre, sono di particolare importanza in quanto suggeriscono chiaramente una evidente capacità di sovracompensazione da parte di *C. cylindracea* sia a medie, che, soprattutto, ad alte intensità di pascolo. In altre parole, maggiore è il danno inflitto, maggiore sarà la risposta compensatoria dell'alga.

Infine, per quanto riguarda la lunghezza delle fronde, l'ANOVA non ha rilevato differenze significative tra i trattamenti (Tab. 1), sebbene dal confronto dei dati si registri una lunghezza media leggermente più alta nei quadrati sottoposti a rimozione del 25% (1.42 ± 0.13) e del 50% (1.39 ± 0.10) (Fig. 11).

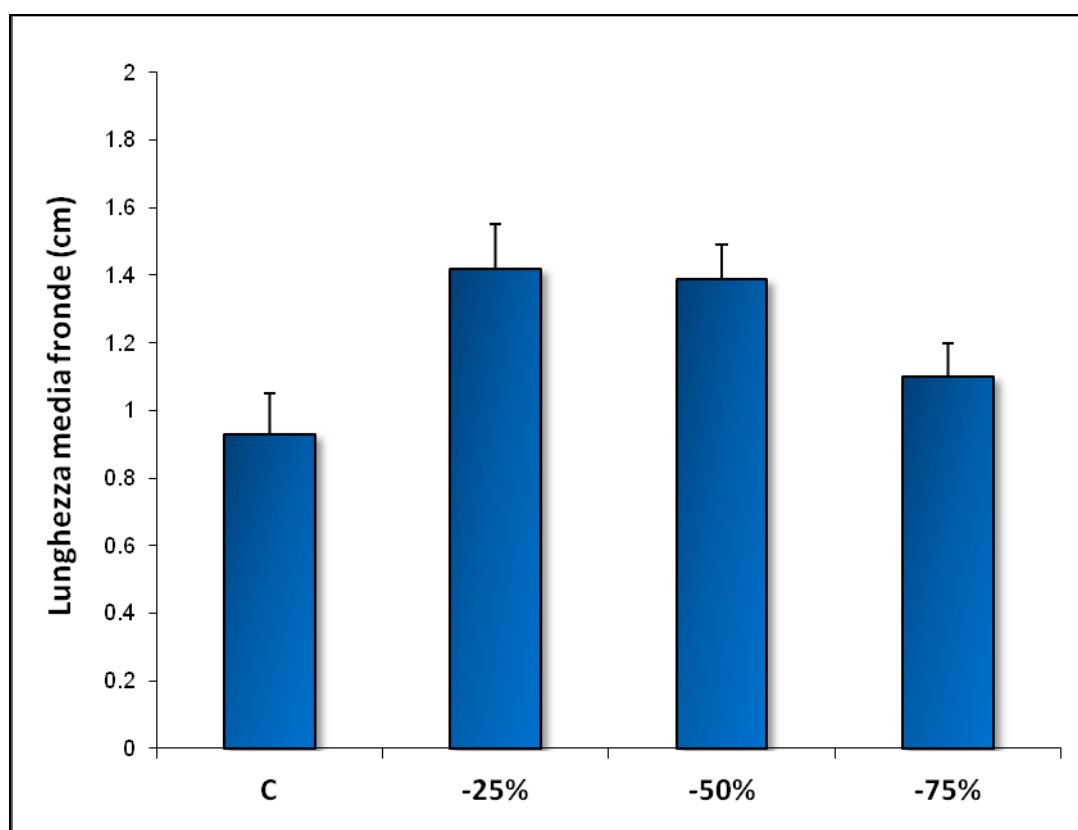


Fig. 11. Lunghezza media delle fronde di *C. cylindracea* nei diversi trattamenti. Rilevamento del 29/08/2014.

Tabella 1. Test ANOVA tra trattamenti su coperture iniziali (pre-trattamenti), finali, accrescimento e lunghezza fronde di *C. cylindracea*. *** $P < 0.001$.

SORGENTE DI VARIABILITÀ	Coperture iniziali (%)			Coperture finali (%)		Accrescimento (%)		Lunghezza fronde (cm)	
	g.d.l.	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
Trattamento	3	0.034	0.42	550.000	1.05	324832.235	13.02***	0.280	2.04
Repliche	28	0.080		521.786		24955.602		0.137	
Test di Cochran	NS			NS		$P < 0.05$		NS	
Trasformazione	Log (x+1)			Nessuna		Nessuna		Nessuna	

4. DISCUSSIONE

Il meccanismo della compensazione può facilitare le specie vegetali invasive (Lu *et al.*, 2010, 2014; Li *et al.*, 2012; Lu & Ding, 2012) e impedirne il controllo biologico da parte degli erbivori nativi (Müller-Schärer *et al.*, 2004).

Nel presente studio è stata esaminata la potenziale capacità di compensazione di *C. cylindracea*, simulando pressioni di pascolo a vari gradi di intensità. I risultati ottenuti indicano come *C. cylindracea* sia in grado di attuare meccanismi di sovracompensazione in seguito ai danni provocati dai trattamenti sperimentali di rimozione. Le coperture finali dei quadrati, sebbene non mostrassero differenze significative tra loro, erano più elevate di circa il 15% nei quadrati trattati rispetto a quelli di controllo. Questo dato va analizzato tenendo conto del fatto che le coperture iniziali di tutti i quadrati (esclusi i controlli) sono state ridotte del 25%, 50% o 75%. Quindi, i tassi di accrescimento sono risultati decisamente maggiori non solo nei quadrati dove era avvenuta la rimozione, ma soprattutto laddove questa era stata più intensa. Inoltre, grazie all'opera di rimozione del feltro algale lungo i bordi esterni dei quadrati, è stato possibile escludere eventuali effetti indiretti dei popolamenti algali esterni, che avrebbero potuto facilitare la re-invasione dei quadrati sperimentali da parte di *C. cylindracea* per via vegetativa (Bulleri & Benedetti-Cecchi, 2008; Bulleri *et al.*, 2009). In questo modo, il recupero di *C. cylindracea* poteva avvenire solamente dai frammenti algali prodotti dalla simulazione del pascolo all'interno dei quadrati. La rapida crescita degli stoloni, combinata con alti livelli di frammentazione, porta alla formazione di aggregazioni caratterizzate da elevata densità, tipiche di specie invasive come le Caulerpaceae (Wright & Davis, 2006). Un aumento nella frammentazione del tallo, potrebbe aver generato un maggior numero di apici germinativi, riducendo al tempo stesso i possibili effetti negativi (ridotta sopravvivenza e crescita, cambiamenti morfologici) dovuti a un'elevata competizione intraspecifica (diminuzione di spazio e intensità luminosa - Wright & Davis, 2006). Ciò potrebbe aver favorito la crescita e l'accumulo di biomassa di *C. cylindracea*. Pertanto, un singolo evento di pascolo intenso su *C. cylindracea* potrebbe essere assimilato al reclutamento di propaguli caratterizzati da una crescita rapida, la cui abbondanza, sarebbe proporzionale all'intensità del pascolo. Inoltre, i frammenti generati dal pascolo, non dovendo attraversare la fase di dispersione in mare e quella di successivo insediamento sul fondale, potrebbero aver condotto ad una rigenerazione più consistente rispetto a quella che si sarebbe realizzata con il naturale processo di frammentazione.

La sovracompensazione si verifica nei casi in cui i vegetali danneggiati dal pascolo degli erbivori mostrano una maggiore fitness rispetto a quelli non danneggiati (Strauss & Agrawal, 1999;

Agrawal, 2000). La sovracompensazione va oltre i concetti di resistenza e tolleranza poiché, in questo caso, vi è un rapporto di reciproco vantaggio tra vegetali ed erbivori: gli erbivori beneficiano del pascolo sui vegetali, mentre i vegetali traggono beneficio dal pascolo aumentando la loro fitness (Agrawal, 2000). Questo fenomeno è stato analizzato in diversi studi soprattutto in ambienti terrestri (Paige & Whitham, 1987; Lennartsson *et al.*, 1997, 1998; Strauss & Agrawal, 1999). Al contrario in ambiente marino, la letteratura a riguardo è scarsa (Moran & Bjørndal, 2005). Gli studi sperimentali che si focalizzano sulla capacità di compensazione di alghe o fanerogame marine hanno prodotto, finora, risultati contraddittori. Ad esempio, la fanerogama, *Posidonia oceanica*, riesce a compensare i danni causati dal pascolo solamente quando questo è di bassa o moderata intensità (Vergés *et al.*, 2008). Al contrario, l'alga bruna *Fucus vesiculosus* non mostra questa strategia quando sottoposta a tagli artificiali (Honkanen & Jormalainen, 2002). L'alga rossa, *Porolithon pachydermum*, mostra compensazione contro il pascolo del mollusco poliplacoforo, *Choneplax lata*, quando i danni inflitti sono limitati agli strati superficiali e non danneggia i tessuti meristematici situati più internamente (Littler *et al.*, 1995). Una simile risposta è stata osservata nella kelp, *Macrocystis integrifolia*, quando l'attività di pascolo da parte dell'anfipode, *Peramphithoe femorata*, si concentra sulle lamine lontano dal meristema apicale, che rappresenta il principale sito di crescita della kelp (Cerdeña *et al.*, 2009). Al contrario, elevate pressioni di pascolo esercitate da erbivori più efficienti, come i ricci di mare, possono ridurre drasticamente il livello di compensazione di macroalghe e fanerogame marine (Steinberg, 1995).

Il presente studio evidenzia una spiccata capacità di compensazione in una macroalga invasiva. A differenza dei risultati ottenuti da Vergés (*et al.*, 2008) e Lu (*et al.*, 2010), i tagli artificiali eseguiti in questo esperimento hanno stimolato la ricrescita di *C. cylindracea* anche quando sottoposta ad alte intensità di rimozione (-75%).

La risposta compensatoria di una pianta è influenzata, oltre che da frequenza ed intensità del pascolo, anche dal periodo dell'anno in cui questo avviene. Ad esempio, i cambiamenti stagionali comportano fluttuazioni nei valori di temperatura e nella disponibilità di luce e nutrienti che potrebbero alterare il livello di compensazione. Un altro fattore limitante è rappresentato dalla competizione con le specie locali (Maschinski & Whitham, 1989; Strauss & Agrawal, 1999; Agrawal, 2000). Questo esperimento è stato condotto tra giugno e agosto, periodo in cui i valori di temperatura e intensità luminosa sono elevati e si svolge la fase di crescita di *C. cylindracea*. I feltri algali presenti nel sito di studio, dati i loro effetti facilitativi nel promuovere la diffusione di *C. cylindracea*, potrebbero massimizzarne la capacità di compensazione. Diversamente, popolamenti caratterizzati da macroalghe a tallo eretto formanti canopy e praterie di fanerogame, potrebbero

avere un'influenza negativa, limitando l'esposizione alla luce ed esercitando una maggiore competizione per le risorse (Bulleri & Benedetti-Cecchi, 2008; Bulleri *et al.*, 2009, 2010, 2011; Ceccherelli *et al.*, 2000). Un'analisi approfondita delle interazioni tra tutti questi fattori, permetterebbe di comprendere meglio il ruolo degli erbivori nel regolare l'espansione di specie invasive come *C. cylindracea*.

Per chiarire meglio il successo delle invasioni, sono state formulate due ipotesi contrastanti ma non mutuamente esclusive: la prima, sostiene che le specie invasive siano pre-adattate, cioè dotate in partenza di caratteristiche tali da renderle invasori di successo; la seconda, afferma che il successo dell'invasione sia il risultato di rapidi cambiamenti evolutivi, che si verificano una volta che le specie si sono stabilite nel nuovo ambiente (Müller-Schärer & Steinger, 2004). Tali cambiamenti, possono essere dovuti a processi genetici (come l'ibridazione, l'effetto "collo di bottiglia e la poliploidia) o a forti selezioni direzionali esercitate da fattori biotici e/o abiotici nel nuovo ambiente (Müller-Schärer *et al.*, 2004; Prentis *et al.*, 2008). Le nuove interazioni con le specie erbivore native, potrebbero portare allo sviluppo di nuove forme di resistenza e/o tolleranza nei sistemi difensivi delle specie invasive (Thompson, 1998; Müller-Schärer *et al.*, 2004). In altre parole, gli erbivori possono potenziare la capacità di compensazione dei vegetali invasori, agendo come una forza selettiva a livello evolutivo (Lu & Ding, 2012). Questo meccanismo sembra particolarmente efficace nelle specie clonali (Prentis *et al.*, 2008) e recenti ricerche sperimentali condotte sulla pianta acquatica invasiva, *Alternanthera philoxeroides*, lo confermano (Lu & Ding, 2012).

Il pascolo di alcune specie di pesci può influenzare profondamente la struttura e la distribuzione delle comunità macroalgali, fungendo da agente di controllo biologico nel regolare le invasioni di specie introdotte nelle regioni temperate (Tomas *et al.*, 2011). Recenti segnalazioni (Bulleri *et al.*, 2009; Terlizzi *et al.*, 2011; Tomas *et al.*, 2011) riportano un intenso consumo di *C. cylindracea* da parte di diverse specie native. Al contrario, studi antecedenti indicavano che il pascolo da parte di erbivori locali era piuttosto sporadico e non intenzionale (Ruitton *et al.*, 2006; Box *et al.*, 2009). Tuttavia, la grande pressione di pascolo esercitata su *C. cylindracea* in Mediterraneo non sembra essere un meccanismo efficiente a limitarne l'invasione ma, al contrario, potrebbe addirittura favorirla. I risultati ottenuti nel nostro esperimento si accordano con questa ipotesi: la crescita vegetativa di *C. cylindracea* sembra beneficiare di intensità di pascolo crescenti, favorendo la diffusione di questa specie. L'attività di pascolo si concentra principalmente sulle parti erette (fronde) del tallo ed in misura inferiore sugli stoloni, portando alla frammentazione dell'alga (Ruitton *et al.*, 2005). Di conseguenza, aumenta il livello di ramificazione degli stoloni che

favorisce la colonizzazione del fondale (Ruitton *et al.*, 2005). Essendo esposta a un'elevata pressione di pascolo, *C. cylindracea* potrebbe aver diretto una parte delle risorse destinate alla resistenza al pascolo verso nuove forme di tolleranza quali la sovracompensazione. Inoltre, in uno studio di Box (*et al.*, 2010) sul confronto tra la produzione di metaboliti tossici secondari tra le due specie invasive di *Caulerpa* (*C. taxifolia* e *C. cylindracea*) e la specie nativa *Caulerpa prolifera*, è emerso che le concentrazioni di caulerpenina risultavano significativamente maggiori in *C. prolifera*. Quindi, quest'ultima risulta maggiormente protetta dal pascolo rispetto alle due specie invasive.

La pressione degli erbivori può indurre anche risposte di tipo morfologico, come un aumento dell'area specifica fogliare per l'assorbimento della luce (Meyer, 1998). Nel presente studio, tuttavia, non sono state rilevate differenze significative nella lunghezza delle fronde di *C. cylindracea* una volta eseguiti i tagli, segno di una debole risposta morfologica.

In conclusione, *C. cylindracea* presenta alcune caratteristiche tipiche di specie clonali invasive: (i) grande capacità di colonizzare rapidamente lo spazio, grazie alla frammentazione e alla crescita vegetativa; (ii) elevata capacità dispersiva; (iii) alta variabilità genetica, che consente un rapido adattamento alle condizioni ambientali nei nuovi areali (Collado-Vides, 2001).

In questo studio, è stata rilevata una risposta di sovracompensazione di *C. cylindracea* ad alte intensità di pascolo simulato. Sebbene non si possano escludere effetti indiretti legati alle comunità locali e al regime idrodinamico presenti nel sito di studio, l'abilità di rigenerazione dai frammenti prodotti dal pascolo sembrerebbe rappresentare una importante strategia nel promuovere la crescita e la diffusione di *C. cylindracea* in Mediterraneo. I risultati ottenuti da questo esperimento fungono da stimolo per nuovi approfondimenti volti a comprendere meglio i meccanismi biotici e abiotici che regolano questo comportamento. Dunque, sarebbe auspicabile condurre nuove analisi sia nel piano intertidale che nel subtidale, sotto differenti regimi di pascolo naturale. Le specie native *Paracentrotus lividus* e *Sarpa salpa* potrebbero rappresentare degli erbivori utili a tale scopo.

RINGRAZIAMENTI

Desidero esprimere i miei più sentiti ringraziamenti al mio relatore, prof. Fabio Bulleri, per la disponibilità e l'interesse con cui ha seguito il mio studio fin dall'inizio, incoraggiandomi nonostante le numerose difficoltà incontrate per la realizzazione di questo esperimento.

Vorrei ringraziare anche Dario D'Onofrio e Laura Tamburello per il prezioso aiuto fornitomi sul campo.

BIBLIOGRAFIA

- AGRAWAL A. A., 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in plant science*, 5(7): 309-313.
- AQUILINO K., BRACKEN M., FAUBEL M., STACHOWICZ J., 2009. Local-scale nutrient regeneration facilitates seaweed growth on wave-exposed rocky shores in an upwelling system. *Limnology and Oceanography*, 54: 309-317.
- BERTNESS M. D., CALLAWAY R. M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 191-193.
- BLOSSEY B., NÖTZOLD R., 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83: 887-889.
- BOX A., DEUDERO S., SUREDA A., BLANCO A., ALÒS J., TERRADOS J., GRAU A. M., RIERA F., 2009. Diet and physiological responses of *Spondyllosoma cantharus* (Linnaeus, 1758) to the *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* invasion. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 380: 11-19.
- BOX A., SUREDA A., TAULER P., TERRADOS J., MARBA N., PONS A., DEUDERO S., 2010. Seasonality of caulerpenyne content in the native *Caulerpa prolifera* and the invasive *C. taxifolia* and *C. racemosa* var. *cylindracea* in the western Mediterranean. *Botanica Marina*, 53: 367-375.
- BROOKER R. W., MAESTRE F. T., CALLAWAY R. M., LORTIE C. L., CAVIERES L. A., KUNSTLER G., TIELBÖRGER K., TRAVIS J. M. J., ANTHELME F., ARMAS C., COLL L., CORCKET E., DELZON S., FOREY E., KIKVIDZE Z., OLOFSSON J., PUGNAIRE F., QUIROZ C. L., SACCONI P., SCHIFFERS K., SEIFAN M., TOUZARD B., MICHALET R., 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96: 18-34.
- BROWN J. H., 1989. Patterns, mode and extents of invasions by vertebrates. pp. 85–109 in Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmanek M., Williamson M. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, Chichester, UK.
- BRUNO J. F., STACHOWICZ J. J., BERTNESS M. D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 119-125.
- BULLERI F., BENEDETTI-CECCHI L., 2008. Facilitation of the introduced green alga, *Caulerpa racemosa*, by resident algal turfs: experimental evaluation of underlying mechanisms. *Marine Ecology Progress Series*, 364: 77-86.
- BULLERI F., BRUNO J. F., BENEDETTI-CECCHI L., 2008. Beyond competition: incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. *PLoS Biology* 6(6): e162.

- BULLERI F., 2009. Facilitation research in marine systems: state of the art, emerging patterns and insights for future developments. *Journal of Ecology*, 97: 1121-1130.
- BULLERI F., TAMBURELLO L., BENEDETTI-CECCHI L., 2009. Loss of consumers alters the effects of resident assemblages on the local spread of an introduced macroalga. *Oikos*, 118: 269-279.
- BULLERI F., BALATA D., BERTOCCI I., TAMBURELLO L., BENEDETTI-CECCHI L., 2010. The seaweed *Caulerpa racemosa* on Mediterranean rocky reefs: from passenger to driver of ecological change. *Ecology*, 91: 2205-2212.
- BULLERI F., ALESTRA T., CECCHERELLI G., TAMBURELLO L., PINNA S., SECHI N., BENEDETTI-CECCHI L., 2011. Determinants of *Caulerpa racemosa* distribution in the north-western Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 431: 55-67.
- BUTTERMORE R. E., TURNER E., MORRICE M. G., 1994. The introduced northern Pacific seastar, *Asterias amurensis* in Tasmania. *Memoirs of the Queensland Museum*, 36: 21-25.
- CALLAWAY R. M., NEWINGHAM B., ZABINSKI C. A., MAHALL B. E., 2001. Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours. *Ecology Letters*, 4: 429-433.
- CARLTON J. T., GELLER J. B., 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organism. *Science*, 266: 78-82.
- CARLTON J. T., REID D. M., VAN LEEUWEN H., 1995. The role of shipping in the introduction of nonindigenous aquatic organisms to the coastal waters of the United States (other than the Great Lakes) and an analysis of control options. United States Coast Guard and the National Sea Grant Program/Connecticut Sea Grant. United States Coast Guard, Marine Environment Protection Division, Washington, DC.
- CARLTON J. T., 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation*, 78: 97-106.
- CECCHERELLI G., PIAZZI L., CINELLI F., 2000. Response of the nonindigenous *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh to the native seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile: effect of density of shoots and orientation of edges of meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 243: 227-240.
- CECCHERELLI G., PIAZZI L., 2001. Dispersal of *Caulerpa racemosa* fragments in the Mediterranean: lack of detachment time effect on establishment. *Botanica Marina*, 44: 209-213.
- CECCHERELLI G., PIAZZI L., BALATA D., 2002. Spread of introduced *Caulerpa* species in macroalgal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 280: 1-11.
- CERDA O., KARSTEN U., ROTHÄUSLER E., TALA F., THIEL M., 2009. Compensatory growth of the kelp *Macrocystis integrifolia* (Phaeophyceae, Laminariales) against grazing of

- Peramphithoe femorata* (Amphipoda, Ampithoidae) in northern-central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 377: 61-67.
- COLAUTTI R. I., RICCIARDI A., GRIGOROVICH I. A., MACISAAC H. J., 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7: 721–733.
- COLLADO-VIDES L., 2001. Clonal architecture in marine macroalgae: ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary ecology*, 15: 531-545.
- D'ANTONIO C. M., P. M. VITOUSEK., 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass–fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 63-87.
- DETHIER M. N., GRAHAM E. S., COHEN S., TEAR L. M., 1993. Visual versus random-point percent cover estimations: ‘objective’ is not always better. *Marine Ecology Progress Series*, 96: 93-100.
- DURAND C., MANUEL M., BOUDOURESQUE C.F., MEINESZ A., VERLAQUE M., LE PARCO Y., 2002. Molecular data suggest a hybrid origin for the invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 122-133.
- EHRlich P. R., 1989. Attributes of invaders and the invading processes: vertebrates. In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmanek M., Williamson M. *Biological invasions: a global perspective*. pp. 315-328. Wiley, New York, New York, USA.
- ELTON C. S., 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK.
- FARGIONE J. E., TILMAN D., 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology letters*, 8: 604-611.
- FRITZ R., SIMMS E., 1992. *Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution and genetics*. University of Chicago Press, Chicago.
- GUIDONE M., THORNBUR C., FIELD E., 2010. Snail grazing facilitates growth of a bloom-forming alga. *Marine Ecology Progress Series*, 420: 83-89.
- GUIDONE M., THORNBUR C., VINCENT E., 2012. Snail grazing facilitates growth of two morphologically similar bloom-forming *Ulva* species through different mechanisms. *Journal of Ecology*, 100: 1105-1112.
- GUIRY W., 2014. In Guiry M. D., Guiry G. M., 2014. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 27 November 2014.
- HONKANEN T., JORMALAINEN V., 2002. Within-alga integration and compensation: effects of simulated herbivory on growth and reproduction of the brown alga *Fucus vesiculosus*. *International Journal of Plant Sciences*, 163: 815-823.

- KAMERMANS P., MALTA E. J., VERSCHUURE J. M., SCHRIJVERS L., LENTZ L. F., LIEN A. T. A., 2002. Effect of grazing by isopods and amphipods on growth of *Ulva* spp. (Chlorophyta). *Aquatic Ecology*, 36: 425-433.
- KEANE R. M., CRAWLEY M. J., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends of Ecology & Evolution*, 17: 164-170.
- KLEIN J. C., VERLAQUE M., 2008. The *Caulerpa racemosa* invasion: a critical review. *Marine Pollution Bulletin*, 56: 205-225.
- LENNARTSSON T., TUOMI J., NILSSON P., 1997. Evidence for an evolutionary history of overcompensation in the grassland biennial *Gentianella campestris* (Gentianaceae). *The American Naturalist*, 149: 1147-1155.
- LENNARTSSON T., NILSSON P., TUOMI J., 1998. Induction of overcompensation in the field genetian, *Gentianella campestris*, *Ecology*, 79: 1061–1073.
- LEVINE, J. M., C. M. D'ANTONIO. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87: 15-26.
- LEVINE J. M., ADLER P. B., YELENIK S. G., 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Biology Letters*, 7: 975-989.
- LI Y-P., FENG Y-L., BARCLAY G., 2012. No evidence for evolutionarily decreased tolerance and increased fitness in invasive *Chromolaena odorata*: implications for invasiveness and biological control. *Plant Ecology*, 213: 1157-1166.
- LITTLER M. M., LITTLER D. S., TAYLOR P. R., 1995. Selective herbivore increases biomass of its prey: a chiton-coralline reef-building association. *Ecology*, 76: 1666-1681.
- LU X., DAI H., DING J., 2010. Con-specific neighbours may enhance compensation capacity in an invasive plant. *Plant Biology*, 12: 445-452.
- LU X., DING J., 2012. History of exposure to herbivores increases the compensatory ability of an invasive plant. *Biological Invasions*, 14: 649-658.
- LU X., SHAO X., DING J., 2014. No impact of a native beetle on exotic plant performance and competitive ability due to plant compensation. *Plant Ecology*, 215: 275-284.
- LUBCHENCO J., GAINES S. D., 1981. A unified approach to marine plant herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 405-437.
- MACK R. N., SIMBERLOFF D., LONSDALE W. M., EVANS H., CLOUT M., BAZZAZ F. A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3): 689-710.
- MARON J. L., VILÀ M., 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95: 361-373.

- MARON J. L., VILÀ M., ARNASON J., 2004. Loss of Enemy Resistance Among Introduced Populations of St. John's Wort (*Hypericum Perforatum*). *Ecology*, 85(12): 3243-3253.
- MEYER G. A., 1998. Mechanisms promoting recovery from defoliation in goldenrod (*Solidago altissima*). *Canadian Journal of Botany*, 76: 450-459.
- MITCHELL C. E., AGRAWAL A. A., BEVER J. D., GILBERT G. S., HUFBAUER R. A., KLIRONOMOS J. N., MARON J. L., MORRIS W. F., PARKER I. M., POWER A. G., SEABLOOM E. W., TORCHIN M. E., VÁZQUEZ D. P., 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, 9: 726-740.
- MORAN K., BJORN DAL K., 2005. Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of seagrass pastures. *Marine Ecology Progress Series*, 305: 235-247.
- MORRISON W. E., HAY M. E., 2011. Herbivore preference for native vs. exotic plants: generalist herbivores from multiple continents prefer exotic plants that are evolutionarily Naïve. *PLoS ONE*, 6(3): e17227.
- MÜLLER-SCHÄRER H., SCHAFFNER U., STEINGER T., 2004. Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 417-422.
- MÜLLER-SCHÄRER H., STEINGER T., 2004. Predicting evolutionary change in invasive, exotic plants and its consequences for plant-herbivore interactions. In: Ehler L.E., Sforza R., Mateille T. *Genetics, Evolution and Biological Control*. pp. 137-162. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- NICHOLS, F. H., J. K. THOMPSON, L. E. SCHEMEL. 1990. Remarkable invasion of San Francisco Bay (California, USA) by the Asian clam *Potamocorbula amurensis*. II. Displacement of a former community. *Marine Ecology Progress Series*, 66: 95-101.
- NIZAMUDDIN M., 1991. *The Green Marine Algae of Libya*. Elga Publisher, Bern.
- PAIGE K. N., WHITHAM T. G., 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist*, 129: 407-416.
- PARKER I. M., SIMBERLOFF D., LONSDALE W. M., GOODELL K., WONHAM M., KAREIVA P. M., WILLIAMSON M. H., VON HOLLE B., MOYLE P. B., BYERS J. E., GOLDWASSER L., 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effect of invaders. *Biological Invasions*, 1: 3-19.
- PARKER J. D., HAY M. E., 2005. Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Biology Letters*, 8: 959-967.
- PIAZZI L., CINELLI F., 1999. Développement et dynamique saisonnière d'un peuplement méditerranéen de l'algue tropicale *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh. *Cryptogamie Algologie*, 20(4): 295-300.
- PIAZZI L., CECCHERELLI G., 2002. Effects of competition of two introduced *Caulerpa*. *Marine Ecology Progress Series*, 225: 189-195.

- POHNERT G., 2004. Chemical defense strategies of marine organisms. The Chemistry of Pheromones and Other Semiochemicals I, 239: 179-219.
- PRENTIS P. J., WILSON J. R. U., DORMONTT E. E., RICHARDSON D. M., LOWE A. J., 2008. Adaptive evolution in invasive species. Trends in Plant Science, 13: 288-294.
- RANIELLO R., MOLLO E., LORENTI M., GAVAGNIN M., BUIA M. C., 2007. Phytotoxic activity of caulerpenyne from the Mediterranean invasive variety of *Caulerpa racemosa*: a potential allelochemical. Biological Invasions, 9: 361-368.
- RICHARDSON D. M., PYŠEK P., REJMÁNEK M., BARBOUR M. G., PANETTA F. D., WEST C. J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity and Distribution, 6: 93-107.
- RUITTON S., VERLAQUE M., BOUDOURESQUE C. F., 2005. Seasonal changes of the introduced *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Caulerpales, Chlorophyta) at the northwest limit of its Mediterranean range. Aquatic Botany, 82: 55-70.
- RUITTON S., VERLAQUE M., AUBIN G., BOUDOURESQUE C. F., 2006. Grazing on *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea by herbivorous fish and sea urchins. Vie et Milieu, 56(1): 33-41.
- RUIZ G. M., FOFONOFF P., HINES A. H., 1999. Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: Assessing invasion impacts and interactions. Limnology and Oceanography, 44(3, parte 2): 950-972.
- SEABLOOM E. W., HARPOLE W. S., REICHMAN O. J., TILMAN D., 2003. Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. Proceedings of the National Academy of Sciences, 100(23): 13384-13389.
- SIMBERLOFF D., VON HOLLE B., 1999. Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? Biological Invasions, 1: 21-32.
- STACHOWICZ J. J., WHITLATCH R. B., OSMAN R. W., 1999. Species Diversity and Invasion Resistance in a Marine Ecosystem. Science, 286: 1577-1579.
- STACHOWICZ J. J., FRIED H., OSMAN R. W., WHITLATCH R. B., 2002. Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. Ecology, 83(9): 2575-2590.
- STEINBERG P. D., 1995. Interaction between the canopy dwelling echinoid *Holopneustes purpurescens* and its host kelp *Ecklonia radiata*. Marine Ecology Progress Series, 127: 169-181.
- STRAUSS S.Y., AGRAWAL A. A., 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. Trends in Ecology & Evolution, 14: 179-185.

- TAMBURELLO L., BENEDETTI-CECCHI L., MASINI L., BULLERI F., 2013. Habitat heterogeneity promotes the coexistence of exotic seaweeds. *Oecologia*, 172: 505-513.
- TERLIZZI A., FELLINE S., LIONETTO M. G., CARICATO R., PERFETTI V., CUTIGNANO A., MOLLO E., 2011. Detrimental physiological effects of the invasive alga *Caulerpa racemosa* on the Mediterranean white seabream *Diplodus sargus*. *Aquatic Biology*, 12: 109-117.
- THOMPSON J. N., 1998. Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 329-332.
- TOMAS F., CEBRIAN E., BALLESTEROS E., 2011. Differential herbivory of invasive algae by native fish in the Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92: 27-34.
- TWEEDLEY J. R., JACKSON E. L., ATTRILL M. J., 2008. *Zostera marina* seagrass beds enhance the attachment of the invasive alga *Sargassum muticum* in soft sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 354: 305-309.
- UNDERWOOD A. J., 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge.
- VALENTINE J., HECK K., BUSBY J. Jr., WEBB D., 1997. Experimental evidence that herbivory increases shoot density and productivity in a subtropical turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadow. *Oecologia*, 112: 193-200.
- VERGÉS A., PÉREZ M., ALCOVERRO T., ROMERO J., 2008. Compensation and resistance to herbivory in seagrasses: induced responses to simulated fish consumption. *Oecologia*, 155: 751-760.
- VERLAQUE M., BOUDOURESQUE C. F., MEINESZ A., GRAVEZ V., 2000. The *Caulerpa racemosa* complex (Caulerpales, Ulvophyceae) in the Mediterranean Sea. *Botanica Marina*, 43: 49-68.
- VERLAQUE M., DURAND C., HUISMAN J. M., BOUDOURESQUE C. F., LE PARCO Y., 2003. On the identity and origin of the Mediterranean invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta). *European Journal of Phycology*, 38: 325-339.
- WILCOVE D. S., ROTHSTEIN D., DUBOW J., PHILLIPS A., LOSOS E., 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience*, 48: 607-615.
- WILSON E. O., 2009. The diversity of life. RCS Rizzoli Libri S.p.A., Milano.
- WRIGHT J. T., DAVIS A. R., 2006. Demographic feedback between clonal growth and fragmentation in an invasive seaweed. *Ecology*, 87: 1744-1754.